Le problème acridien en Afrique intertropicale

par Marius DESCAMPS
Sous-Directeur au Laboratoire d'Entomologie Générale et Appliquée du Muséum

■

Rares sont les pays d'Afrique intertropicale à l'abri de la menace acridienne. Seule, en effet, la forêt équatoriale n'est intéressée, en période d'invasion, par aucune des grandes espèces d'acridiens migrateurs sévissant en Afrique. Cependant, une note succincte sur les grandes lignes de la biologie de ces insectes et sur les principes généraux de la lutte ne sont pas du cadre de cette revue axée principalement sur les problèmes relatifs à l'Afrique centrale.

Les territoires de l'ancienne Afrique Equatoriale Française ont beaucoup souffert de ce fléau lors des invasions de 1927-1945. C'est ainsi que les vols du Criquet migrateur africain, partis de la vallée du moyen Niger, ont provoqué de véritables famines dans la moitié nord de la République du Cameroun et ont causé de sérieuses déprédations au Tchad et en République Centrafricaine. La moitié sud du territoire de cette dernière a été également sillonnée par des vols de Criquet nomade provenant d'Afrique australe. Si ces pays ne sont plus actuellement sous la menace directe de ces deux espèces en raison de la lutte préventive menée sur les aires grégarigènes, il n'est pas superflu de répéter que le risque demeure. Une partie sans cesse grandissante de la population n'a, à l'heure actuelle, jamais été témoin de manifestations acridiennes et de leurs conséquences souvent désastreuses ou en a perdu le souvenir dans les brumes d'un passé déjà lointain. Dans ces conditions, la contribution que les jeunes Républiques apportent au fonctionnement des organismes internationaux ayant pour but la prévention des invasions risque de leur paraître de moins en moins justifiée.

Le contrôle effectif des aires grégarigènes et, par suite, la suppression des vols des deux espèces sus-mentionnées ne doit pas être considérée comme la solution du problème. Ce contrôle coûteux nécessite la surveillance continue de vastes régions ainsi que la mobilisation et l'entretien d'un important matériel devant être continuellement en mesure d'intervenir. Il n'est d'ailleurs pas prouvé que les moyens dont disposent actuellement les organismes de prévention soient suffisants pour leur permettre de faire face à une pullulation particulièrement forte et généralisée. Il est donc véritablement impensable que les services de lutte ne soient pas doublés de services de recherche disposant d'un personnel scientifique suffisant ayant pour but d'étudier les très nombreux problèmes que pose la prévention des invasions. Ces problèmes relevant de la physiologie, de l'écologie, de l'histologie, de la climatologie, de l'agronomie, etc., requièrent des chercheurs travaillant en laboratoire et sur le terrain. De leurs travaux résultera, sans aucun doute, une meilleure connaissance du processus de grégarisation et de la genèse des invasions qui permettra de parvenir à la solution véritable en passant par les stades successifs d'un contrôle de plus en plus efficace tout en devenant moins onéreux.

Ces objectifs se situent bien dans la ligne d'action du Muséum National d'Histoire Naturelle qui se propose de contribuer activement à la formation des spécialistes nécessaires aux études sur le terrain, d'entreprendre les recherches de laboratoire qu'il est impossible de poursuivre en Afrique et de donner aux Acridologues, aux prises avec les difficultés de la brousse, la possibilité de mener dans de bonnes conditions les expérimentations qu'ils jugent nécessaires à la suite de leurs observations. L'Acridologie aurait beaucoup à gagner d'une telle politique de collaboration et de compréhension mutuelle.

Par ailleurs, une troisième espèce d'acridien grand migrateur, le Criquet pèlerin, n'est pas contrôlée préventivement et se manifeste sous la forme grégaire, depuis près de 30 années, sur une aire d'invasion immense, avec des périodes de pointe et de régression. Les problèmes, en ce qui la concerne, sont encore beaucoup plus complexes et plus urgents que pour les deux espèces précédentes. Pour la région qui nous intéresse, elle sévit au Tchad, dans tous les pays de savane d'Afrique occidentale et en Afrique orientale intertropicale. Pour les populations de ces pays, la question acridienne revêt toujours un caractère d'actualité mais on y a tendance à la considérer, à tort, comme un problème relatif à une seule espèce. En ce qui concerne l'Afrique centrale, il faut mentionner la position clé du Tchad par où s'est effectuée à plusieurs reprises, selon une progression Est-Ouest, la réinfestation de la partie occidentale du continent.

Si donc le problème acridien n'est pas nouveau — il en est fait mention dans les textes Sumériens et il est évoqué par des peintures et sculptures dans les pays de vieilles civilisations de l'ancien et du nouveau monde — il est toujours d'actualité. Ces insectes demeurent les plus grands ennemis des cultures et des pâturages, et leur action n'a pu, jusqu'à présent, être limitée que moyennant des sommes énormes consacrées soit à la lutte préventive, soit à la lutte symptomatique. Par ailleurs, les bouleversements qui ne peuvent manquer de se produire au cours des prochaines années et qui ont déjà commencé en certains endroits, en raison de la mise en valeur des pays africains, sont de nature à créer des conditions de milieu favorable à ces insectes pour qui toute attaque du couvert végétal signifie possibilité d'extension. Des pullulations se produiront vraisemblablement en de nouveaux endroits et des espèces d'importance actuellement nulle ou négligeable, du point de vue économique, pourront se multiplier jusqu'à devenir d'importants ennemis des cultures.

Du point de vue systématique, les acridiens font partie de la superfamille des Acridoïdes dont il convient de différencier deux grands groupes biologiques : la majorité des espèces non grégaires et les espèces grégariaptes ou vrais Criquets.

Les pullulations des premiers n'entraînent que la formation de foules non cohérentes. Celles-ci se répandent de façon progressive du fait de l'augmentation numérique sur les surfaces avoisinant les stations de reproduction. Certaines espèces africaines ont une importance économique non négligeable en raison des dégâts qu'elles occasionnent sporadiquement, aux Graminées vivrières en particulier ; citons :

Aiolopus savignyi (Krauss, 1890), *Caloptenopsis insignis-lara* (Walker, 1870), *Eyprepocnemis plorans* (Charpentier, 1825), *Œdaleus senegalensis* (Krauss, 1877), *Hieroglyphus daganensis* (Krauss, 1877), *Zonocerus variegatus* (Linné, 1758), etc...

Les seconds constituent, lors des pullulations, des groupes dont un puissant instinct grégaire assure la cohésion. Ces groupes se répandent et se multiplient sur une vaste aire d'invasion jusqu'en des régions très éloignées des stations d'origine. Lorsque l'instinct grégaire est acquis, il se transmet à la descendance, de sorte que, les insectes ayant alors une physiologie et un comportement différents, la pullulation et le normalisme parviennent à se maintenir lorsque les conditions initiales favorables à la multiplication de l'espèce se sont altérées ou ont disparu.

L'écologie des uns et des autres présente cependant quelques traits communs. Sa caractéristique essentielle réside dans le fait que les divers stades du cycle vital ont pour théâtre des milieux différents. Les stations d'acridiens non grégaires et d'acridiens grégariaptes sont toujours du type en mosaïque. Les œufs sont pondus d'ordinaire dans les plages de sol nu alors que les larves et les ailés ont besoin de végétation pour se nourrir et s'abriter. Une station recouverte d'un tapis végétal homogène est peu favorable à la multiplication de ces insectes. La végétation prend normalement l'aspect en mosaïque dans les régions instables : zones d'inondation, zones de transition entre deux types de climat. Les fluctuations annuelles des facteurs du milieu physique sont à l'origine de l'instabilité des composantes végétales qui, certaines années, favorisent particulièrement les acridiens. Par ailleurs, l'action de l'homme sur le milieu par le surpâturage et l'utilisation de méthodes culturales irrationnelles accentue l'hétérogénéité de la couverture végétale à tel point qu'en certaines régions le problème acridien résulte, pour une bonne part, des activités humaines.

Les bases scientifiques de l'acridologie remontent à un passé très récent. Elles sont constituées par la théorie des phases d'Uvarov, avancée d'abord (1921) en tant qu'hypothèse de travail pour l'étude du Criquet migrateur. Le phénomène des phases a ensuite été reconnu chez tous les acridiens grégaires. En 1928, l'auteur l'énonçait en ces termes : « All gregarious Acrididæ or true locusts, belong to polymorphic species, that is, such as are not constant in all their characters, but are capable of producing a series of forms, differing from each other not only morphologically, but also biologically. This series is continuous, i.e. the extreme forms are connected by intermediate one, but these extreme forms are often so strikingly distinct that they have been taken for different species. These extreme forms I have proposed to call phases of the species, one of them being, by its habits, a typical (swarming) locust, while the other is an equally typical (solitary) grasshopper. » Les phases extrêmes ont été appelées *gregaria* et *solitaria*, puis les formes de transition ont été baptisées *transiens congregans* et *transiens dissocians*, selon les caractères de l'ascendance.

Cette théorie, qui était également présentée comme une explication de la périodicité des invasions d'acridiens, a provoqué des critiques et suscité de nombreux travaux qui n'ont cessé d'apporter des précisions sur les phénomènes phasaires. Ceux-ci se manifestent dans le domaine de la morphologie, de la physiologie et du comportement.

Différences morphologiques. — Les ailés grégaires sont caractérisés, par opposition aux solitaires, par des élytres plus longs et, de ce fait, mieux adaptés au comportement grégaire ; par des fémurs plus courts ; par la capsule céphalique plus large ; par le pronotum plus court, plus large, pourvu d'une carène médiane basse et d'un angle postérieur arrondi ; par un dimorphisme sexuel moins accentué ; chez certaines espèces, par un nombre de stries oculaires constant ; par le changement de coloration, virant au jaune, lors de la maturité sexuelle ; par un type de coloration différent, particulièrement sensible chez les larves. Les larves de la phase *solitaria* sont de couleur variable, verte, brune, grise et même noire selon les conditions du milieu environnant. Les larves de la phase grégaire présentent, au contraire, pour chaque stade, un type de coloration aposématique constant dans lequel entrent le noir, le rouge orangé et le jaune.

Différences physiologiques. — Les insectes grégaires se caractérisent par une taille plus grande à l'éclosion ; par une croissance plus rapide, avec un nombre de stades constant ; par un potentiel de reproduction inférieur, contrairement à ce qui était admis autrefois (nombre d'ovarioles moindre, nombre total d'oothèques déposées au cours de la vie imaginale moindre, pourcentage d'éclosion inférieur [2]) ; par un délai de survie supérieur, à l'éclosion, sans eau et sans nourriture ; par une accumulation plus importante de lipides et moins importante d'eau ; par une activité moins grande des corpora allata et disparition des glandes prothoraciques au stade ailé ; par un métabolisme de base plus élevé.

Différences de comportement. — Les larves et les ailés solitaires vivent à l'état isolé et leurs déplacements, de moindre ampleur que ceux des grégaires, peuvent généralement être interprétés comme des réactions à l'environnement physique. La découverte des facultés de déplacement chez les insectes solitaires, précédemment considérés comme sédentaires, a été à l'origine de certaines critiques à l'encontre de la théorie des phases. Les observations de cette nature ont été parfois interprétées comme traduisant une simple différence quantitative entre le comportement des *solitaria* et celui des *gregaria*. La marche des larves (déplacement en bande dans une direction déterminée) et le vol des ailés grégaires sont avant tout provoqués par des réactions à l'environnement social qui assurent en outre la cohésion des groupes au cours des déplacements. Ils se produisent de jour, et les insectes y consacrent la plus grande part de leur temps. Par contre, les larves solitaires se déplacent surtout (toujours isolément) quand les conditions de milieu deviennent difficiles (dessiccation, feux d'herbes). Quant aux ailés, leurs déplacement au vol sur des distances relativement longues se situent au crépuscule ou durant la nuit et ne se produisent qu'au cours d'une fraction seulement de leur vie imaginale. Ils ne diffèrent en rien des déplacements qui ont été observés chez d'autres espèces non grégaires telle les *Gastrimargus* [7].

Déplacement des insectes grégaires et déplacement des insectes solitaires sont donc bien deux activités de nature différente, ce que Kennedy (1956) traduit par la formule suivante : « The solitary locust moves with its habitat, the gregarious locust moves out of it. » L'auteur considère en effet que la phase solitaire, plus juvénile, et la phase grégaire, plus adultoïde, vivent sur des habitats différents. La première serait plus adaptée à une vie végétative dans un habitat où les conditions de milieu, quoique susceptibles de varier, sont toujours relativement clémentes ; la seconde serait plus adaptée à la vie dans un habitat plus vaste et plus dur que l'habitat solitaire, qu'il englobe, et requérant une plus grande dépense d'énergie dans les activités sensori-motrices. Les insectes y mènent une vie plus difficile et s'y rencontrent en de nombreux endroits où la phase solitaire n'est pas apte à se maintenir.

La première condition requise pour le passage de la phase solitaire à la phase grégaire est une action des facteurs du milieu permettant une augmentation du nombre des solitaires à l'unité de surface. Cette augmentation numérique des populations peut présenter des modalités différentes selon l'espèce considérée (cf. infra).

Les insectes réagissent à cette augmentation densitaire par l'entremise de stimuli visuels, tactiles et chimiques qui provoquent une modification du comportement se traduisant ensuite dans la morphologie et la physiologie.

Enfin, ces caractères sont transmis à la descendance par une forme d'hérédité non génique dont le mécanisme nous est inconnu. Si les modifications phasaires dans le sens *solitaria-gregaria* peuvent être considérables au cours d'une seule génération, notamment durant les trois premiers stades larvaires il en faut cependant plusieurs pour que les caractères grégaires soient pleinement acquis.

Cette transformation ne s'effectue que dans certaines parties de l'aire d'habitat permanent d'une espèce donnée. Ces aires grégarigènes, caractérisées par l'instabilité des conditions de milieu (zones d'inondation, zones de transition climatique, bords de mer), sont constituées de stations de caractères parfois très divers. Ces stations permettent la reproduction ou le maintien des insectes à des moments différents, de sorte que l'espèce peut toujours subsister moyennant des déplacements limités au rythme de la variation des conditions de milieu. Les aires grégarigènes peuvent être uniques ou multiples, rapprochées ou dispersées, permanentes ou transitoires selon l'espèce considérée. Il peut s'en constituer de nouvelles par suite de l'action de l'homme sur le milieu.

Nous allons exposer sommairement les caractères des aires grégarigènes et les principaux traits de la biologie des trois espèces d'acridiens grands migrateurs sévissant, ou susceptibles de sévir, en Afrique intertropicale, à savoir :

— le Criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.),

— le Criquet nomade (*Nomadacris septemfasciata* Serv.),

— le Criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* Forsk.).

Une quatrième espèce de Criquet arboricole (*Anacridium melanorhodon melanorhodon*) (Walker, 1870) constitue parfois de petits vols, principalement au cours de la saison sèche. Elle est susceptible de commettre quelques dégâts sur les cultures arbustives mais son importance économique à l'heure actuelle est pratiquement nulle (1).

Le Criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.).

L'espèce, en sa phase solitaire, se rencontre sur de nombreuses stations disséminées sur le continent africain, au Sud du Sahara. Sa présence, dans une région donnée, paraît être liée à l'existence de prairies inondables situées dans les vallées des fleuves et rivières ou autour des mares. L'insecte peut ainsi subsister en exploitant temporairement ces stations, avant et après l'inondation, alors que les surfaces non inondables ne présentent pas les conditions nécessaires au maintien de l'espèce (humidité, végétation).

L'étude des signalisations relatives aux formations grégaires, au cours de la dernière invasion, a permis de découvrir qu'elle avait pris naissance dans les plaines inondables du moyen Niger. Des bandes de larves et de petits vols s'y étaient constitués en 1927. Au cours des générations successives, les insectes grégaires se sont progressivement répandus et reproduits sur l'ensemble du continent, au sud du Sahara, hormis la forêt équatoriale. L'invasion a duré 14 années.

Ces constatations ont permis la création d'un service de surveillance et de lutte préventive qui était mis en place en 1935 par le Gouvernement Général de l'Afrique Occidentale Française. En 1948, ce service était pris en charge par un Comité International provisoire, puis, en 1952, par une Organisation Internationale réunissant la Belgique, la France et la Grande-Bretagne. Cette organisation groupe actuellement tous les Etats Africains susceptibles d'être intéressés en période d'invasion.

Le fait, qu'en dépit de plusieurs pullulations, aucun vol de *Locusta* n'ait été observé sur le continent depuis 1935 laisserait supposer que la zone d'inondation du Niger est la seule aire grégarigène de l'espèce. Cependant, des populations de solitaires, parfois abondantes, s'observent en de nombreux endroits : au Cameroun, dans les vallées du Logone et de la Bénoué ; au Tchad, dans les plaines bordant le

---

(1) La clé suivante permet de différencier aisément ces quatre espèces

1 (2) Pas de tubercule prosternal, présence d'une nervure serrulée dans la cellule médiane de l'élytre. Ailes de coloration jaune pâle, jamais enfumées.

Locusta migratoria migratorioides R. et F.

2 (1) Présence d'un tubercule prosternal ; pas de nervure serrulée dans la cellule médiane de l'élytre. 3

3 (4) Tubercule prosternal très nettement courbé vers l'arrière ; plaque sous-génitale du ♂, simple, conique ....

Nomadacris septemfasciata Serv.

4 (3) Tubercule prosternal droit, plaque sous-génitale du ♂ non conique 5

5 (6) Cerques du ♂ aplatis transversalement et plaque sous-génitale bilobée. ....

Schistocerca gregaria Forsk.

6 (5) Cerques du ♂ non comprimés et plaque sous-génitale trilobée. Ailes partiellement enfumées.

Anacridium melanorhodon melanorhodon Walker.

lac et la rive tchadienne du Logone où le nombre d'insectes a augmenté sensiblement au cours de ces dernières années à la suite, semble-t-il, du défrichement de grandes surfaces ; au Bechuanaland, dans les vallées des fleuves Okavango et Chobé. Toutefois, aucune manifestation de grégarisme n'a jamais été détectée dans ces différentes régions.

Par contre, la formation de bandes primitives (bandes de larves grégarigestes issues de parents solitarispectes) a été observée au Nigeria, dans une région de mares temporaires alimentées par les eaux pluviales, et sur le territoire de la République du Soudan. Enfin, tout récemment (janvier 1963), une pullulation importante, avec formation de bandes primitives sur une surface d'environ 100 hectares, a été détectée à 200 km au sud de l'aire grégarigène sur le Niger. Cette pullulation dans une petite plaine inondable située en zone soudanaise n'aurait très vraisemblablement pas pu être, par elle-même, à l'origine d'une invasion. Elle revêt cependant une importance exceptionnelle en raison de la proximité des plaines du moyen Niger sur lesquelles une grande partie des insectes (1), une fois parvenus à l'état imaginal, auraient vraisemblablement abouti et se seraient reproduits. La population déjà en place aurait pu être ainsi considérablement augmentée. Des phénomènes de cette nature ne sont peut-être pas exceptionnels et ce que nous connaissons actuellement sur la dynamique des populations dans la vallée du Niger permet de considérer qu'ils jouent peut-être un rôle prépondérant lors des pullulations.

En effet, si les stations à *Locusta* dont il a été question précédemment ne paraissent pas favoriser (tout au moins fréquemment) la transformation phasée, il semble que ce soit en raison de leur exiguïté. Elles ne constituent pas comme l'aire grégarigène sur le Niger (dont nous ne connaissons pas les limites exactes [8]) un vaste ensemble de stations différentes entre lesquelles s'établissent des courants d'échanges très complexes de nature à permettre la production d'un nombre important d'insectes sur de vastes surfaces.

Dans le cas de la vallée du moyen Niger, l'hétérogénéité dont il vient d'être fait mention et qui constitue un facteur primordial pour la grégarisation du Criquet migrateur africain est due aux causes suivantes :

— Etendue en latitude. L'aire grégarigène englobe des régions soudanaises, sahéliennes et présahariennes.

— Juxtaposition de surfaces inondables à hémicryptophytes et non inondables à thérophytes, ces dernières de caractères divers selon la latitude.

— Relief irrégulier des surfaces inondables qui présentent très souvent une proportion plus ou moins grande, selon l'endroit considéré, de buttes non inondables (« Togués ») et de bas-fonds gardant l'eau plus ou moins longtemps en saison sèche.

— Décalage sud-nord dans les dates de submersion, d'exondement et d'incinération de la végétation herbacée en raison de l'effet tampon du lac Débo.

— Différence de régime pluviométrique selon la latitude.

— Action de l'homme qui pratique des trouées dans la savane soudanaise, implante des champs de mil sur les buttes et les dunes, des rizières en zone inondable, puis les abandonne à la jachère.

Tout contribue à constituer un extraordinaire agencement de stations des types les plus divers, qui fait qu'à tout moment la reproduction d'une fraction au moins de la population totale est possible sur une partie de cette région. Deux raisons expliquent l'absolue nécessité d'un tel environnement en ce qui concerne le Criquet migrateur :

a) Les conditions favorables à la reproduction ne se trouvent réalisées, en un endroit donné, durant une période ininterrompue de trois mois, que de façon tout à fait exceptionnelle ;

---

(1) Le nombre de larves et de jeunes ailés tués par les équipes de lutte préventive a été estimé à 50 000 000.

b) L'espèce n'est adaptée aux conditions changeantes du milieu par aucune forme de diapause.

En règle générale, les insectes parviennent au stade ailé lorsque les conditions ayant permis la reproduction de leurs parents se sont altérées et ne sont plus favorables à la maturation des gonades. Ce sont leurs facultés de nomadisation qui constituent leur adaptation au milieu. Ils passent par trois périodes au cours de leur vie imaginale :

— une période de maturation physiologique sur l'aire d'origine : durcissement des téguments, accumulation des matières grasses ;

— une période de nomadisation : abandon de la station d'origine et déplacements dont l'ampleur et la durée doivent être en rapport avec les conditions rencontrées ;

— une période de reproduction au cours de laquelle la faculté de déplacement semble diminuer puis disparaît.

Cette adaptation est telle qu'il n'existe aucune population stable de jeunes ailés. Il se trouve cependant un moment au cours du cycle annuel de reproduction où les conditions de milieu sont défavorables sur la presque totalité de la région, la période se situant au plus fort de la saison sèche. L'espèce est alors victime de son adaptation physiologique ; les insectes quittent leurs stations et, n'étant pas en mesure d'en trouver d'autres où se reproduire, leur nomadisme se trouve accentué. Les pertes par mortalité climatique ou par l'entremise des prédateurs sont considérables et la population totale parvient ainsi à un niveau minimum annuel.

Deux phénomènes interviennent alors pour sauver un certain nombre d'insectes qui serviront de base au cycle annuel suivant de reproduction :

a) Dans la moitié sud de la région, maintien en place d'une faible population grâce à la maturation des derniers insectes produits sur ces stations, insectes ayant la possibilité de se nourrir des repousses se développant après incinération de la végétation. Pontes en sol sec et quiescence des œufs jusqu'aux premières pluies ;

b) Dans la moitié nord, reproduction d'un certain nombre d'insectes dans les bas-fonds.

Le cycle annuel comprend trois périodes principales de reproduction :

— Reproduction du début des pluies. La faible population résiduelle de saison sèche se reproduit exclusivement en terrain inondable. La population parvient au stade ailé avant la submersion, elle se disperse.

— Reproduction de la fin des pluies : faibles densités de population sur de grandes surfaces : zones non inondables sahéliennes et soudanaises, buttes insubmersibles des plaines d'inondation. La population fille parvient au stade ailé après les dernières pluies ; elle émigre.

— Reproduction de la décrue. Seules les plaines inondables, progressivement libérées par les eaux du Sud au Nord, procurent des conditions permettant la maturation des gonades. Il se produit une concentration active amenant la constitution de fortes densités de population à l'unité de surface. Les descendants d'insectes produits dans les plaines méridionales peuvent aboutir sur des plaines situées plus au nord, libérées plus tardivement par les eaux, et avoir ainsi la possibilité de se reproduire en seconde génération de décrue.

Si les nombres à l'unité de surface sont suffisants et les conditions de milieu favorables, des bandes primitives puis des essaims d'ailés *congregans* peuvent faire leur apparition sur de grandes surfaces. Ces insectes ayant un comportement et une physiologie différents de ceux des solitaires peuvent alors échapper à la régulation naturelle de la saison sèche.

Ces résultats bien minces, auxquels est parvenue une modeste équipe d'écologistes après dix années de recherches, ont permis de remplacer le système statique de surveillance précédemment en place par un système dynamique mieux adapté, plus efficace et moins coûteux. Ils ont permis en outre de mettre en évidence la grande complexité du problème et de faire apparaître la nécessité de poursuivre des recherches de façon continue au cours d'une période suffisamment longue pour permettre d'aboutir à des conclusions valables sur le plan pratique. Les points suivants mériteraient en particulier de retenir l'attention :

— Etude des variations numériques de la population résiduelle de saison sèche et de leur importance sur l'augmentation des effectifs et les chances de grégarisation en fin de cycle.

— Etude des facteurs pouvant conduire à la réalisation de plusieurs générations au cours de la décrue en raison des transpositions de population dans le sens Sud-Nord, plaines situées hors des limites de l'aire grégarigène incluses.

— Estimation de la fécondité des insectes et de ses variations dans les conditions naturelles.

— Etude des facteurs pouvant faire varier le nombre des insectes lors de la décrue : dispersion des populations reproductrices, destruction des oothèques, parasitisme, etc...

Le Criquet nomade (*Nomadacris septemfasciata* Serv.)

La dernière invasion du Criquet nomade remonte également aux années 1927-1930. Elle a duré jusqu'en 1945. Les vols d'insectes grégaires se sont répandus sur la presque totalité de l'Afrique au Sud de l'Equateur Des essaims ont en outre envahi la péninsule des Somalies alors que d'autres ont remonté la vallée du Nil jusqu'à 19°32 de latitude Nord. L'étude des signalisations relatives à cette invasion a permis de délimiter les aires grégarigènes et d'établir que les vols de quatrième génération ont été les premiers à quitter l'habitat solitaire.

Il existe deux aires grégarigènes connues, où la production de bandes primitives a été observée à plusieurs reprises, depuis que la dernière invasion se soit éteinte. Elles sont constituées par les plaines bordant le lac Rukwa, dans le Sud-Ouest du Tanganyika et le lac Mweru wa Ntipa en Rhodésie du Nord.

En outre, une troisième région, comprenant les plaines du Malagarasi, dans le Nord-Ouest du Tanganyika, est considérée comme étant susceptible de permettre la grégarisation et d'être le point de départ d'une invasion. Ces trois régions sont contrôlées depuis 1945 par une Organisation Internationale de surveillance et de lutte préventive groupant le Congo et tous les Etats d'Afrique Australe.

Outre ces aires grégarigènes, l'espèce, en sa phase solitaire, se rencontre sur de nombreuses stations disséminées sur le continent africain, au Sud du 16° de latitude Nord (1) (plaines herbeuses soumises à l'inondation périodique et parcourues annuellement par les feux d'herbes). C'est ainsi que des populations, parfois abondantes, s'observent dans les plaines de la vallée du Logone et au bord du lac Tchad où aucune manifestation de grégarisme n'a jamais été détectée.

Dans la vallée du moyen Niger, le Criquet nomade est commun, sur une partie de l'aire grégarigène, du Criquet migrateur africain : la partie centrale, la plus humide, située au Sud du lac Débo, entre le Niger et son défluent, le Diaka. Des bandes de larves, du type *congregans*, y ont été observées et détruites en 1947 (344 bandes sur une surface de 1 000 hectares). Quoique subissant quelques variations numériques, la population est demeurée faible au cours des années suivantes

(1) L'espèce se rencontre également dans les vallées des fleuves du Sud-Ouest malgache Elle y montre des tendances grégaires avec formation de bandes (souvent de composition mixte. **Locusta + Nomadacris**) et de vols sillonnant la moitié Sud du pays.

jusqu'en 1956. A partir de cette date, les rapports des agents du service de surveillance du Criquet migrateur font état d'une sensible augmentation du nombre de *Nomadacris*. En 1958, une très forte production de bandes primitives et d'ailés montrant plusieurs types de comportement grégaire (« fanning », vol spontané en groupe) nécessite l'organisation d'une campagne de lutte sur 500 000 ha de concentrations. Sans cette intervention vigoureuse, il est possible qu'une invasion se soit déclanchée, au cours des années suivantes, à partir de la boucle du Niger qui doit désormais être considérée comme une aire grégarigène virtuelle du Criquet nomade.

La biologie de l'insecte diffère très profondément de celle qui a été brièvement esquissée ci-dessus pour *Locusta*. Il s'agit d'une espèce beaucoup moins plastique dont les exigences écologiques sont plus étroites. Si la caractéristique essentielle du Criquet migrateur africain réside dans sa faculté de nomadisation, il semble que le Criquet nomade, en phase solitaire se déplace très peu. Espèce normalement monovoltine, il est adapté aux variations de son habitat par une diapause sexuelle. Il passe la saison sèche dans les plages de hautes herbes situées dans les bas-fonds, autour des mares ou le long des cours d'eau et échappant à l'incinération annuelle. Les insectes naissent et meurent dans les plaines.

Les populations d'ailés « *transiens* », en densité relativement forte, paraissent également ne pas s'éloigner des stations d'origine en raison du manque de stimulation mutuelle lorsqu'ils pénètrent au sein de la strate herbacée à la suite de leur perchage nocturne [11].

Les déplacements à petite échelle sont occasionnés par les feux d'herbes qui provoquent le regroupement des insectes dans les plages épargnées. Ainsi donc, la biologie de l'insecte et les caractéristiques de son habitat sont-ils de nature à permettre une augmentation progressive des nombres s'échelonnant sur une période de plusieurs années. Les ailés sont à la fois piégés et protégés dans leurs abris de saison sèche. Cet échelonnement paraît nécessaire pour passer d'une population faible d'insectes typiquement solitaires à une forte population de « *transiens* ». Pour le Criquet migrateur, au contraire, le même phénomène peut se produire au cours d'un seul cycle de reproduction. La forte pullulation de 1951 s'est située à la fin d'un cycle de reproduction ayant démarré au début des pluies de 1950 avec une population faible [12].

Bien qu'apparemment constituée d'un tapis continu de hautes Graminées, la végétation des aires grégarigènes du Criquet nomade est également une végétation du type en mosaïque à caractère instable. Les plages de hautes Graminées (*Echinochloa pyramidalis* et *Sporobolus robustus*) alternent avec de la végétation courte (*Cynodon dactylon*) et des plages de sol nu. Les variations annuelles de la pluviosité agissant sur le niveau des lacs et sur les surfaces inondées par leurs eaux (parfois salines) et celles de leurs affluents modifient l'aspect de la végétation. Ainsi, l'instabilité du milieu peut agir dans le sens de la dispersion ou de la concentration des individus. Il a été observé en outre que durant les périodes de régression du niveau du lac Rukwa se produisait une forte augmentation des populations, vraisemblablement en raison de conditions particulièrement favorables pendant la période d'incubation, assurant une meilleure réussite à l'éclosion. Les insectes groupés en grand nombre sur les plages respectées par le feu se dispersent peu lors de la levée de diapause au début de la saison des pluies et pondent dans les plages de sol nu. La densité des oothèques peut être telle que des bandes d'insectes *congregans* ou *gregaria* soient produites.

Dans la vallée du Niger, la végétation est également en mosaïque avec Graminées hautes (*Echinochloa pyramidalis*, *Andropogon gayanus*) et Graminées courtes (*Eragrostis gangetica*) dont plus des 9/10 sont annuellement détruites par les feux. Les plages de végétation courte ne représentent qu'un faible pourcentage de l'ensemble et aucune observation n'a jamais été faite sur l'instabilité de ces composantes. L'étude des archives relatives à la période ayant précédé la pullulation de

1958 a montré l'existence d'une augmentation numérique s'échelonnant sur trois ans et suggéré la séquence suivante comme réunissant les meilleures conditions pour la formation de bandes primitives [5] :

Fortes densités d'ailés sur de petites surfaces avant la reproduction.

Pluies abondantes en mai et juin, permettant l'oviposition avant inondation des stations de ponte.

Pluies faibles en juillet et août, permettant la continuation de l'oviposition et l'éclosion avant destruction des œufs par submersion.

Crue du fleuve tardive et faible jusqu'en septembre afin que les bandes n'aient pas tendance à se disperser comme c'est le cas lorsque les larves doivent poursuivre leur développement sur végétation émergente.

L'existence d'une seule génération annuelle, la stabilité des populations et leur regroupement au cours de la saison sèche sont autant de facteurs facilitant la lutte préventive en permettant d'intervenir contre les ailés lorsque les densités de population sont estimées dangereuses. Sous cet aspect, le problème du Criquet nomade est plus simple que celui posé par le Criquet migrateur contre lequel il n'est possible d'intervenir qu'à un stade plus avancé du processus du grégarisme, lors de l'apparition des bandes primitives. Cependant, de nombreuses années de recherches seront encore nécessaires avant de parvenir à la véritable solution : la prévention écologique.

Le Criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* Forsk.)

L'aire d'invasion du Criquet pèlerin est beaucoup plus considérable que celle des deux espèces précédentes. Elle s'étend depuis la côte Ouest du continent africain jusqu'à la péninsule indienne, soit sur 110° de longitude. Dans sa plus grande largeur, elle recouvre l'ensemble des territoires s'étendant sur 50° de latitude, du Sud du Tanganyika à la Turquie.

Le cycle annuel de reproduction de la phase grégaire comporte typiquement deux générations principales : *a*) une génération printanière se déroulant sur une bande de terrain, soumise au climat méditerranéen avec pluviosité hivernale printanière, traversant l'aire d'invasion et comprenant l'Afrique du Nord, le Moyen-Orient, le Pakistan ; *b*) une génération estivale se déroulant dans les régions semi-arides à pluviosité estivale, s'étendant au sud du sahara et de la péninsule arabique puis atteignant les Indes. Dans les régions de transition, entre ces deux zones climatiques, des générations intermédiaires peuvent se produire à la faveur des conditions favorables rencontrées par certains vols.

Les essaims sillonnant cette aire immense se déplacent sous le vent et ont ainsi la possibilité de couvrir des distances de plusieurs milliers de kilomètres pour atteindre leurs aires de reproduction saisonnières. Le dépouillement d'un volume considérable de signalisations par l'Anti Locust Research Centre de Londres a permis de mettre en évidence l'existence de plusieurs courants généraux et de subdiviser ce vaste ensemble en plusieurs régions. Ces divisions sont cependant quelque peu artificielles et n'excluent pas la possibilité d'échanges qui se produisent d'ailleurs fréquemment, assurant la réinfestation de l'ensemble à partir des vols ayant pu se maintenir en certains endroits au cours des périodes de récession. C'est ainsi que l'on peut distinguer :

Région occidentale : Reproduction estivale dans les régions sahéliennes entre juillet et octobre. Les ailés issus de cette génération, généralement unique, immigrent vers le Nord ; ils atteignent les chaînes de l'Atlas vers le mois de novembre, les traversent quand les conditions de température deviennent favorables et se reproduisent au printemps. Il peut y avoir des générations intermédiaires sur les côtes de Mauritanie et dans les régions montagneuses du Sahara.

Nord-Est africain et Moyen-Orient : Reproduction estivale en Erythrée et au Soudan ; reproduction printanière dans les régions intérieures de la péninsule arabique, en Jordanie, en Syrie, en Irak et même dans les parties méridionales de la Turquie. Les ailés issus de cette génération immigrent principalement vers le Sud-Ouest et peuvent atteindre le Tchad et l'Afrique occidentale. Certains se déplacent vers l'Asie du Sud-Ouest. Une reproduction intermédiaire dans les régions côtières de la Mer Rouge intervient fréquemment.

Afrique orientale : Les migrations y sont complexes en raison des courants aériens et du relief tourmenté. On y distingue une génération de la petite et une génération de la grande saison des pluies sur les mêmes aires de reproduction, au Kenya et dans la presqu'île des Somalies.

Asie du Sud-Ouest : Y sont possibles une ou deux générations dans le Sind, le Punjab et le Rajasthan, pays sous l'influence de la mousson du Sud-Ouest ; une ou deux générations de printemps en Iran et dans la portion orientale de l'Arabie. Une reproduction intermédiaire partielle peut également prendre place en hiver dans les régions côtières de l'Iran et du Béloutchistan.

L'aire d'habitat permanent de l'espèce ne comprend qu'une infime partie de son aire et invasion. Des populations dispersées d'insectes solitarispectes ne peuvent subsister de façon continue qu'en certains endroits tels que la région côtière pakistano-iranienne et celle des côtes de la Mer Rouge. Dans ces régions, les insectes ont la possibilité d'exploiter successivement des stations relativement peu éloignées, propices à la reproduction à des dates différentes du fait qu'elles sont soumises soit au régime des pluies d'hiver, soit à celui des pluies de mousson. Ils ont ainsi la possibilité de se reproduire en plusieurs générations annuelles grâce à leur faculté de déplacement à l'état isolé. Ce comportement n'est pas sans analogie avec celui qui a été décrit précédemment pour le Criquet migrateur africain sur son aire grégarigène de la vallée du Niger.

Par ailleurs, des populations isolées ont également été observées au cours de la saison sèche dans la zone saharo-sahélienne du continent africain et dans certaines oasis sahariennes. On ignore si ces insectes sont en mesure d'immigrer ou au contraire de résister sur place aux rigueurs de la saison sèche, ne se reproduisant qu'en une seule génération estivale.

Depuis 1926, l'espèce se manifeste sous la forme grégaire avec des époques de pointe (1940-1948 ; 1950-1961), au cours desquelles la presque totalité de l'aire d'invasion est parcourue par des vols, et des époques de récession au cours desquelles les formations grégaires ne subsistent qu'en certaines parties. Durant cette longue période, il ne s'est pratiquement passé aucune année au cours de laquelle il n'ait été possible d'observer quelques vols d'insectes grégaires sur une partie au moins de l'aire d'invasion. Le dépouillement et l'étude des signalisations n'a pu fournir aucune indication quant à l'existence d'une aire grégarigène bien localisée. Le caractère d'éminente instabilité bioclimatique des régions subdésertiques dans lesquelles vit le Criquet pèlerin laisse par ailleurs augurer du caractère transitoire de ses aires grégarigènes éventuelles. Aucune observation positive n'a encore jamais pu être faite prouvant la production de formations grégaires à partir d'une population de solitaires.

L'espèce, ayant la faculté de se maintenir sous la forme grégaire longtemps après le déclin des pullulations, il est possible que les formations résiduelles des périodes de récession jouent un rôle actif, conjointement avec les populations solitaires, dans l'augmentation numérique des effectifs et la réinfestation de l'ensemble de « l'habitat grégaire » [15]. Elles sont, du fait de leur mobilité, plus aptes que les solitaires à exploiter au mieux les conditions favorables à la reproduction, réalisées de façon temporaire sur certaines parties d'un habitat particulièrement instable. C'est du moins ce qui paraît s'être produit lors des pullulations de 1940 et 1949. En ces deux occasions, les pluies de mousson dans la région du Sud-Ouest asiatique ont été exceptionnellement abondantes et échelonnées, ce qui a permis la

réalisation de deux générations estivales. Ces dernières ont assuré la réinfestation de l'aire d'invasion selon une progression d'Ouest en Est. Or, en ces deux occasions également, l'aire de reproduction du Pakistan a reçu l'apport d'insectes allochtones à tendance grégaire provenant de l'Iran et de l'Est de l'Arabie en 1940 et du territoire d'Oman en 1949. Cette arrivée d'insectes venant grossir les rangs de la population autochtone semble avoir joué un rôle déterminant dans le déclanchement des deux plus récentes réinfestations.

Mentionnons au passage que ce processus présente de curieuses similitudes avec l'hypothèse formulée précédemment au sujet du Criquet migrateur africain. Nous avons en effet mentionné l'importance qu'aurait pu avoir une population de *transiens* ayant vu le jour sur une surface restreinte hors des limites de l'aire grégarigène, telles qu'elles ont été définies par Zolotarevsky [16], et venant grossir les rangs d'une population de *solitaria* dans une région favorable à la reproduction. Cela revient à dire qu'il n'est pas prouvé qu'en cas de pullulation telles celles de 1947 et 1949, peut-être également celle de 1951, les bandes qui ont été observées fussent de véritables bandes primitives.

Revenons cependant au Criquet pèlerin en mentionnant qu'à la suite de la pullulation de 1949, des vols ont rapidement atteint le Tchad d'où ils se sont progressivement répandus sur toute la partie occidentale du continent. Malgré une lutte continuelle, des formations grégaires y ont sévi jusqu'en 1961, année au cours de laquelle le centre de gravité de l'infestation s'est déplacé vers l'Est, libérant l'Afrique du Nord et l'Afrique occidentale.

La lutte contre *Schistocerca* ne peut donc être qu'une lutte symptomatique organisée à l'échelle internationale. Pour la région qui nous occupe, deux organisations se partagent cette tâche. L'O.C.L.A. (l'Organisation Commune de la Lutte Anti-acridienne) groupe tous les pays d'Afrique occidentale d'expression française de la Mauritanie au Tchad. Il est infiniment regrettable que cet organisme, doté de moyens puissants, ne soit pas doublé d'un service de recherches. En Afrique orientale, la responsabilité de la lutte incombe au Desert Locust Control Organisation, doublé du Desert Locust Survey Organisation, de qui relèvent tous les problèmes relatifs à la recherche. Celle-ci doit être orientée dans deux directions principales : *a*) étude du comportement des formations grégaires, dont l'un des objectifs primordiaux est à la fois de faciliter et de rendre plus efficace les opérations de lutte ; *b*) l'étude, au cours des périodes de récession, des populations de solitaires et des formations grégaires résiduelles en vue de parvenir à la compréhension du processus de grégarisation et de la genèse des invasions.



BIBLIOGRAPHIE

[1] ALBRECHT (F.O.), 1962. — Fluctuations numériques des populations en rapport avec la phase. *Colloques internationaux du C.N.R.S.* Physiologie, comportement et écologie des acridiens en rapport avec la phase, p. 311-318.

[2] ALBRECHT (F.O.), VERDIER (M.) et BLACKITH (R.E.), 1958. — Détermination de la fertilité par l'effet de groupe chez le Criquet migrateur (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.). *Bull. biol. Fr. Bel.*, p. 350-427.

[3] BURNETT (G.F.), 1951. — Field observations on the behaviour of the Red Locust in the solitary phase. *Anti Locust Bull.*, n° 8, 37 p.

[4] DAVEY (J.T.), 1959. — The african migratory locust in the central Niger Delta, part two, the ecology of Locusta in the semi-arid lands and seasonal movements of populations. *Locusta*, n° 7, 180 p.

[5] DAVEY (J.T.), DUHART (A.J.) and KONÉ (B.), 1959. — Notes on an incipient outbreak of the red locust in the central Niger Delta. *Non publié*, 27 p.

[6] DESCAMPS (M.), 1961. — Comportement du Criquet migrateur africain en 1957 dans la partie septentrionale de son aire de grégarisation sur le Niger. Région de Niafnuké. *Locusta*, n° 8, 280 p.

[7] DESCAMPS (M.), 1961. — Le cycle biologique de *Gastrimargus nigericus* Uv. dans la vallée du Bani (Mali). *Rev. Path. Vég. Ent. agr. Fr.*, T. XL, n° 3.

[8] DESCAMPS (M.), 1962. — Etude écologique grégarisation sur le Niger (vallée inférieure la partie méridionale de son aire de du Criquet migrateur africain en 1959 dans du Bani). *Rev. Path. Vég. Ent. agr. Fr.*, T. XLI, n°s 3 et 4, p. 131-297.

[9] GUNN (L.), 1952. — The Red Locusl. *Journ. Roy. Soc. Arts*, vol. c, p. 261-284.

[10] KENNEDY (J.S.), 1956. — Phase transformation in locust biology. *Biol. rev.*, p. 349-370.

[11] RAINEY (R.C.), WALOFF (Z.) and BURNETT (G.F.), 1957. — The behaviour of the Red Locust in relation to the topography, meteorology and vegetation of the Rukwa Rift Valley Tanganyika. *Anti Locust Bull.*, n° 26, 96 p.

[12] REMAUDIÈRE (G.), 1957. — Etude écologique de *Locusta migratocia migratorioides* R. et F. dans la zone d'inondation du Niger. *Locusta*, n° 2, 248 p.

[13] UVAROV (B.P.), 1928. — Locusts and grasshoppers. London : *Imp. Bur. Ent.*

[14] UVAROV (B.P.), 1958. — The aridity factor in the ecology of locusts and grasshoppers of the old world. *U.N.E.S.C.O., N.S./A.Z.*, 204, p. 164-197.

[15] WALOFF (Z.), 1962. — Flight activity of different phases of the Desert Locust in relation to plague dynamics. *Colloques internationaux du C.N.R.S.* Physiologie, comportement et écologie des acridiens en rapport avec la phase, p. 201-211.

[16] ZOLOTAREVSKY (B.), 1938. — Recherches sur les foyers grégarigènes du Criquet migrateur africain. *Bull. Soc. Hist. Natur. Afr. N.*, 29, p. 123-240.